Sitzungsber. Abt. I (1997) 204: 63–78

Sitzungsberichte
Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse Abt. I
Biologische Wissenschaften und Erdwissenschaften



# Überlegungen zur Struktur des Gehirns und Orthogons der Nemertinen

Von

W. SENZ und R. A. TRÖSTL

(Vorgelegt in der Sitzung der math.-nat. Klasse am 19. Juni 1997
durch das w. M. Heinz LÖFFLER)

## Summary

Usually, the nemertean brain is described as consisting of paired ventral and dorsal ganglia, as well as one dorsal and one ventral commissure. In the present study, it is suggested that the nemertean brain consists of one pair of cerebral ganglia only, beside of the commissures. Some conclusions on the structure of the nemertean orthogon are provided.

## Einleitung

Traditionell wird das Gehirn der Nemertinen als aus einem Paar Dorsal- und Ventralganglien bestehend betrachtet (vgl. z.B. FRIEDRICH 1979). Dies soll als Dorsal-Ventralganglien-Theorie (DV-Theorie) bezeichnet werden. In modernen Lehrbüchern wird diese Theorie entweder vorbehaltlos angewendet (z.B. AX 1995: S.211: „[Zu den Grundmustermerkmalen der Nemertinen gehört:] Vier Cerebralganglien in einem Ring um den Rüssel"), oder aber es wird, ohne daß eine explizite Distanzierung erfolgt, eine rein semantisch abweichende Formulierung (vgl. unten) gewählt, die nicht an ein bestehendes Problem denken läßt (z.B. TURBEVILLE 1996: S.207: „Das Gehirn zeigt 2 dorsale und 2 ventrale Lappen, verbunden jeweils durch eine dorsale bzw. ventrale Kommissur").

Derartige Probleme existieren aber (vgl. SENZ 1994). Dies zeigt sich schon daran, daß bei einer Reihe von Nemertinen Dorsal- und Ventralganglien nicht sinnvoll auseinandergehalten werden können (z.B. bei *Africanemertes* STIASNY-WIJNHOFF, 1942; *Atrionemertes* SENZ, 1993; *Austroprostoma* STIASNY-WIJNHOFF, 1942; *Notospermus* HUSCHKE, 1830; *Oerstedia* QUATREFAGES, 1846; *Ototyphlonemertes* DIESING, 1863; *Sagaminemertes* FRIEDRICH, 1968; *Siboganemertes* STIASNY-WIJNHOFF, 1923; vgl. IWATA 1988, SENZ 1993a, b, 1994, STIASNY-WIJNHOFF 1930, 1936, 1942). In besonderem Maße gilt dies für die tubulaniden Nemertinen (Palaeonemertini). NAWITZKY (1931) hält für *Carinina remanei* (NAWITZKY, 1931) (Tubulanidae) fest, daß sich die Dorsal- und Ventralganglien nur im hinteren Gehirnbereich unterscheiden lassen. BERGENDAL (1903) weist die Möglichkeit vollständig zurück, bei einigen tubulaniden Nemertinen Dorsal- und Ventralganglien unterscheiden zu können. HUBRECHT (1880: S.4) schreibt wiederum: „Die Gehirnmasse ist bei *Carinella* [JOHNSTON, 1833 = *Tubulanus* RENIER, 1804] noch nicht in verschiedene Lobi gesondert, wie wir sie bei den anderen Nemertinen kennen lernen werden“

Diese Aussagen, sowie eigene Untersuchungen an mehreren Nemertinenarten, sind zum Anlaß genommen worden, die Validität der DV-Theorie kritisch zu betrachten. Zudem ist der vorliegende Aufsatz eine Fortführung der in SENZ (1997a) begonnenen Diskussion der Darstellung der primären Organisation der Nemertinen, und daher im Sinne der in SENZ (1997a) geübten Zurückhaltung gegenüber den gegenwärtig die stammesgeschichtliche und systematische Forschung dominierenden Ansätzen abgefaßt. Die Begründung für diese Zurückhaltung, sowie positive Vorschläge für einen alternativen Ansatz sind an anderem Ort veröffentlicht worden (vgl. SENZ 1996a–c, 1997a–c).

## Material und Methode

Individuen der folgenden Arten sind histologisch untersucht worden: *Aetheolineus pulcherrimus* SENZ, 1993; *Albanemertes rovinjensis* SENZ, 1993; *Amphiporus binocellatus* SENZ, 1993; *Apatronemertes albimaculosa* WILFERT & GIBSON, 1974; *Atrionemertes greenlandica* SENZ, 1993; *Callinera buergeri* BERGENDAL, 1990; *Carinina arenaria* HYLBOM, 1957; *C. coei* HYLBOM, 1957; *Cephalothrix lactea* SENZ, 1993; *C. linearis* (RATHKE, 1799); *C. paragermanica* SENZ, 1993; *C. ruffifrons* (JOHNSTON, 1837); *Cerebratulus fuscus* (MCINTOSH, 1873/74); *C. marginatus* RENIER, 1804; *C. niveus* (PUNNETT, 1903); *Drepanophoriella histriana* SENZ, 1993; *Hubrechtella combinata* SENZ, 1993; *H. globocystica* SENZ, 1993; *Ischyronemertes heterophthalmus* (SCHMARDA, 1859); *Lineopsella trilineata* (SCHMARDA, 1859); *Lineus bergendali* SENZ, 1996; *L. insignis* SENZ, 1993; *L. rovinjensis* SENZ,

1993; *L. ruber* (MÜLLER, 1774); *Micrura elegans* SENZ, 1993; *M. pseudovaricolor* SENZ, 1993; *M. rovinjensis* SENZ, 1993; *Minutanemertes adiverticulata* SENZ, 1993; *M. alba* SENZ, 1993; *M. schifkoi* SENZ, 1996; *Myoisophagus lacteus* (Grube, 1855); *Notospermus geniculatus* (DELLE CHIAJE, 1828); *Oerstedia crassus* (SENZ, 1993); *O. dorsalis* (ABILDGAARD, 1806); *Ototyphlonemertes esulcata* SENZ, 1993; *Oxypolella histriana* SENZ, 1993; *Paradrepanophorus crassus* (QUATREFAGES, 1846); *Procephalothrix adriatica* SENZ, 1993; *Prosorhochmus adriatica* SENZ, 1993; *Tetrastemma candidum* (MÜLLER, 1774); *T. kirsteueri* SENZ, 1993; *T. longissimum* BÜRGER, 1895; *T. melanocephalum* (JOHNSTON, 1837); *Tubulanus annulatus* (MONTAGU, 1804); *T. miniatus* (BÜRGER, 1892); *T. norvegicus* SENZ, 1993; *T. theeli* BERGENDAL, 1902; *Uniporus borealis* (PUNNETT, 1901); *Valencinura bergendali* SENZ, 1996.

Zur Nomenklatur von *T. kirsteueri* und *L. rovinjensis* siehe SENZ (1995a). Für die Beschreibung des Untersuchungsmaterials und der Methoden siehe SENZ (1993a-c, 1994, 1996a-d, im Druck).

## 1. Zum Begriff ‚Ganglion‘

In der Zoologie wird mit dem Begriff ‚Ganglion‘ eine individualisierte Aggregation von Nervenzellen bezeichnet. Aus der Individuation folgt, daß ein Ganglion über einen Rand verfügt. Zu diesem gehören auch die Wurzelregionen jener Nerven, mittels denen das Ganglion mit anderen Strukturen des Körpers verbunden ist, unter anderem mit weiteren Ganglien. Dieser Nerv kann derart kurz sein, daß zwei Ganglien einander anliegen, bzw. können die Ganglien mehr oder minder stark miteinander verschmolzen sein. Die gleiche anatomische Situation, wie sie hierdurch auftritt, kann aber auch durch eine einsetzende Teilung eines Ganglions in zwei Ganglien hervorgerufen werden, bzw. auf Kompartimentation eines Ganglions rückzuführen sein. Eine rein anatomische Analyse läßt im konkreten Fall nicht unterscheiden, welche dieser Alternativen vorliegt. Dies ist aus Sicht des vorliegenden Aufsatzes insofern von Bedeutung, als von keiner Nemertinenart vollständig getrennte Dorsal- und Ventralganglien bekannt sind, sodaß, spricht man sich für eine der drei möglichen Alternativen aus, wie im Falle der DV-Theorie, jene Argumente angebbar sein müssen, die diesem Schritt zugrunde liegen.

Weiters sei darauf hingewiesen, daß vor allem in der englisch-sprachigen Literatur bezüglich der Nemertinen der Begriff 'ganglion' häufig ersetzt ist durch ‚lobe‘ (‚brain lobe‘, ‚ganglionic lobe‘). Hierbei handelt es sich aber um rein semantische Modifikationen der DV-Theorie, die keine grundsätzliche Kritik an dieser implizieren. Dies deshalb, da, unabhängig von dem verwendeten Terminus, fortgesetzt die *selben* Teile des Gehirns der Nemertinen als diskrete Einheiten angesprochen werden.

## 2. Kritische Betrachtung der Dorsal-Ventralganglien-Theorie

### 2.1. Tubulanide Nemertinen: Resultate und Diskussion

Wie in der Einleitung angedeutet, sind die tubulaniden Nemertinen für die Beurteilung der DV-Theorie insofern von besonderem Interesse, als sie nicht notwendig deren Aussage entsprechen. Dies soll anhand eigener Untersuchungen genauer betrachtet werden:

Bei *Tubulanus theeli* sind die Kopfnerven mehrheitlich auf die dorso- und ventrolateralen Partien des Preseptalraumes konzentriert. Am Vorderrand des Gehirns fließen vor allem die lateralen Kopfnervenwurzeln zu einfachen Gehirnloben zusammen (Fig. 1A). Nach hinten zu gehen die übrigen Kopfnerven in diese Loben ein. Als Resultat hiervon wird ein jeder Lobus zum lateralen (= ganglionären) Teil des Gehirns, bestehend aus einer subepidermalen Faserzone und den epidermal liegenden Ganglienzellkörpern (Fig. 1B) (vgl. zudem BERGENDAL 1902a). Beide Lateralteile des Gehirns sind über eine dicke Ventral- und zwei, wesentlich dünnere Dorsalkommissuren miteinander verbunden (Fig. 1B–D). Anatomisch entspricht die Ventralkommissur einer kontinuierlichen, midventrad gerichteten Erweiterung der Lateralteile des Gehirns. Auf Höhe dieser Kommissur entspricht das Gehirn im Querschnitt daher einem flachen ‚U'. Der Faserbereich dieses ‚U's ist aufgrund radiär orientierter Bindegewebsfasern ein wenig kompartimentiert. Diese Kompartimentierung ist aber unvollständig und entlang der Längsachse des Gehirns stark variierend (Fig. 1B–D), sodaß, alleine die Anatomie dieser Art beachtend, in dieser Region lediglich von *einem* Paar lateraler Ganglien gesprochen werden kann. Hinter der Ventralkommissur nimmt die Kompartimentierung ab und jede der beiden Gehirnhälften teilt sich in einen dorsalen und ventralen Ast (Fig. 1E). Der ventrale Ast wird nach hinten zu zum Lateralnervenstrang. Der Dorsalast geht in die Nervenschicht der Körperwand ein und gibt zudem einen Nerv ab, der die Basalmembran der Epidermis durchdringt und zum Cerebralorgan zieht (Fig. 1E).

Grundsätzlich die gleichen Verhältnisse liegen bei *T. annulatus*, *T. norvegicus* und *T. miniatus* vor (pers. Beob.). Abweichungen treten vor allem in folgenden Punkten auf: Lage der Nervenfaser- und Ganglienzellmasse relativ zu den Schichten der Körperwand; Anzahl der Dorsalkommissuren; Ausmaß der Kompartimentierung (die Unvollständigkeit und Irregularität tritt erneut auf).

Vergleicht man diese Angaben mit den entsprechenden Literaturangaben (vgl. vor allem BERGENDAL 1902a, HYLBOM 1957, NAWITZKY 1931) so kann festgehalten werden, daß der soeben skizzierte Bau des Gehirns allgemein bei den tubulaniden Nemertinen auftritt. Diese bieten somit keine Veranlassung dafür, von Dorsal- und Ventralganglien zu sprechen.

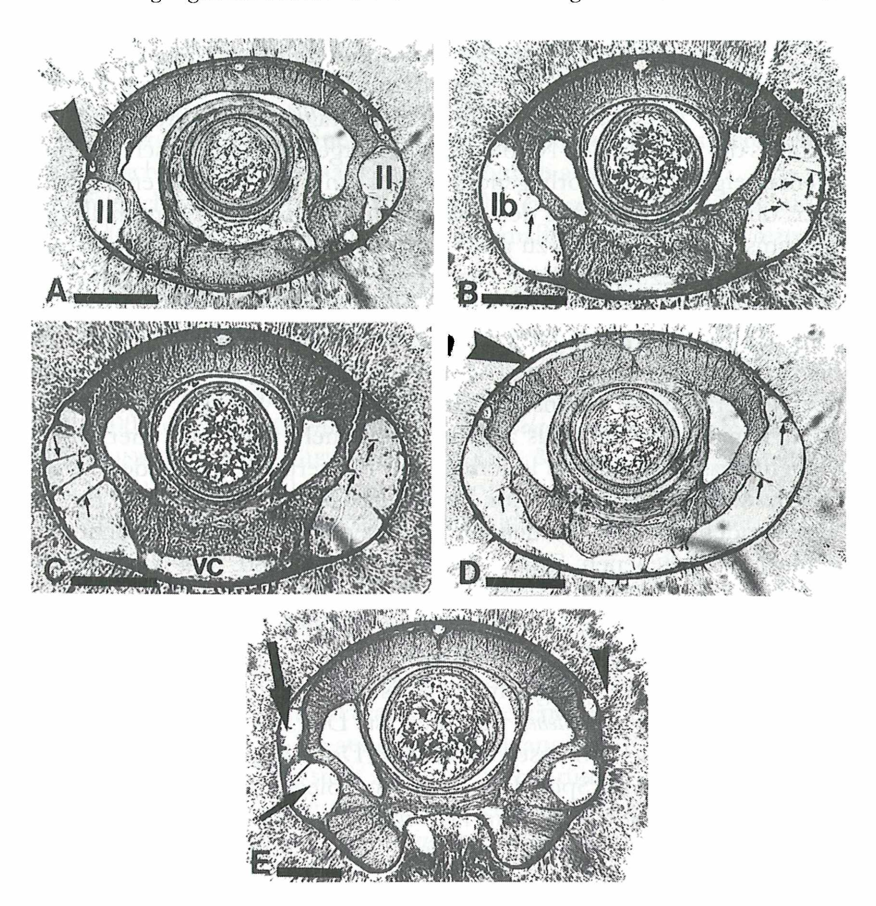



Fig. 1. *Tubulanus theeli* BERGENDAL, 1902: kontinuierliche Abfolge von Querschnitten durch die Gehirnregion; Maßstab = 0.2 mm; **A** Querschnitt durch die vorderste Gehirnregion; Pfeilspitze: einer der Kopfnerven. **B–D** Querschnitte durch das Gebiet der Ventralkommissur; kleine Pfeilspitzen: radiäre Bindegewebsfasern; große Pfeilspitze: eine der beiden Dorsalkommissuren. **E** Querschnitt durch das vordere Gebiet der posterioren Teilung der lateralen Gehirnteile; großer Pfeil: dorsale posteriore Wurzelregion des Gehirns; kleiner Pfeil: ventrale posteriore Wurzelregion des Gehirns; Pfeilspitze: Cerebralorgan. *ep* Epidermis, *lb* seitlicher (ganglionärer) Teil des Gehirns, *ll* Laterallobus des Gehirns, *vc* Ventralkommissur des Gehirns

Voraussetzung für diese Unterscheidung wäre, daß man *einige* der radiär ziehenden Bindegewebsfasern der Lateralbereiche des Gehirns als Reste von Gangliengrenzen anspricht. Es existieren aber keine empirischen Hinweise, die eine derart differenzierende Interpretation der Bindegewebsfasern rechtfertigen würden. Die Unterscheidung wäre also *willkürlich*.

### 2.2. Zur Validität der Dorsal-Ventralganglien-Theorie

Im Sinne der Aussagen in Abschnitt 1 ist zu fragen, ob die Anatomie des Gehirns der tubulaniden Nemertinen das Ergebnis einer Verschmelzung ehemals eigenständig vorliegender Dorsal- und Ventralganglien ist, oder aber, ob die Situation bei den tubulaniden Nemertinen innerhalb des Phylums als plesiomorph zu gelten hat. Die DV-Theorie ist also darauf angewiesen, bezüglich der nicht-tubulaniden Nemertinen Merkmale angeben zu können, die begründet von Dorsal- und Ventralganglien sprechen lassen. Prinzipiell stehen der DV-Theorie zwei Möglichkeiten offen, einmal die, Dorsal- und Ventralganglien bereits für die Stammart der Nemertinen zu veranschlagen (die Situation bei den tubulaniden Nemertinen wäre dann als abgeleitet anzunehmen), oder aber, beide Ganglienpaare werden als innerhalb der Nemertinen entstanden aufgefaßt, bzw. als aus einer Situation heraus entstanden, wie sie zuvor für die Tubulaniden skizziert worden ist. Diese zweite Variante entspricht z.B. dem oben gegebenen Zitat von HUBRECHT (1880: S.4; vgl. zudem STIASNY-WIJNHOFF 1936). Da bei keiner Nemertine voneinander getrennt vorliegende Dorsal- und Ventralganglien existieren, könnte, die Nemertinen in toto betrachtend, aber *immer* nur davon gesprochen werden, daß die Teilung des ganglionären Teils des Gehirns in Dorsal- und Ventralganglien *im Entstehen* begriffen ist. Die Aussage, daß am Ende dieses Entstehungsprozesses tatsächlich Dorsal- und Ventralganglien auftreten, wäre somit Spekulation. Zudem spiegelt sich die DV-Theorie in dieser Alternative nicht wirklich wider, da diese ja von *existierenden* Dorsal- und Ventralganglien ausgeht. Diese Alternative soll daher weiters nicht beachtet werden.

Die Suche nach Argumenten für die DV-Theorie wäre demnach erfolgreich, wenn sich im Gehirn zumindest einiger nicht-tubulanider Nemertinen Strukturen nachweisen ließen, die als Indikatoren für die Existenz zweier Ganglien (Dorsal- und Ventralganglion) aufzufassen sind, die teilweise verschmolzen sind, derart, daß die dadurch bezeichnete Situation innerhalb der Nemertinen als plesiomorph angegeben werden kann. Unter Beachtung des gegenwärtigen Wissensstandes (wie er auch der DV-Theorie zugrunde liegt!) bieten sich folgende Strukturen des Gehirns als potentielle Indikatoren an: Verbindung der Lateralteile des Gehirns mit der Ventral- und Dorsalkommissur, sowie mit den Lateralnervensträngen. Im Sinne der DV-Theorie sollte die Individualität der Ventralganglien erkennbar sein anhand der exklusiven Verbindung der Ventralkommissur und der Lateralnervenstränge mit diesen Ganglien, sowie jene der Dorsalganglien anhand der exklusiven Verbindung der Dorsalkommissur mit diesen Ganglien. Die Autoren mißachten hierbei

keineswegs die Möglichkeit, daß im Zuge der evolutiven Vorgänge innerhalb des Phylums die soeben angesprochenen Gesetzmäßigkeiten sekundär verlorengegangen sein könnten. Um aber im Sinne der DV-Theorie hierauf rekurieren zu können, müßte *zuvor* argumentativ dargestellt sein, daß tatsächlich von *zwei* Paar Cerebralganglien auszugehen ist.

Angesichts dieser Situation soll zunächst eruiert werden, wie es um die Verbreitung der angesprochenen Gesetzmäßigkeiten bei den rezenten Nemertinen bestellt ist.

Von der DV-Theorie wird zugestanden, daß bei einigen Nemertinenarten Fasern des Dorsalganglions in den Lateralnervenstrang ziehen, dieser also nicht exklusiv mit dem Ventralganglion in Verbindung steht (z.B. bei *Cryptonemertes* Gibson, 1986; *Geonemertes* Semper, 1863; *Gononemertes* Bergendal, 1900; *Ischyronemertes* Gibson, 1990; *Protopelagonemertes* Brinkmann, 1917; vgl. Brinkmann 1917, Gibson 1990, Moore & Gibson 1973, Senz 1993c, im Druck). Die Verbindung mit dem Dorsalganglion wird aber als accessorisch verstanden, bzw. als sekundäre Bildung (vgl. z.B. Moore & Gibson 1973).

Diese Interpretation gibt das Ausmaß der Verbindung des Dorsalganglions mit dem Lateralnervenstrang aber nicht adäquat wider. Dies deshalb, da die Beteiligung des Dorsalganglions am Lateralnervenstrang in der Literatur zumeist nur dann Beachtung findet, wenn die von diesem Ganglion in den Lateralnervenstrang ziehenden Fasern getrennt von jenen angeordnet sind, die aus dem Ventralganglion in den Längsnervenstrang einstrahlen. Dies stellt aber eine unbegründete Eingrenzung des Suchfeldes dar, wie folgende Beispiele zeigen: 1) Zum Beispiel bei *Drepanophorina lata* (Bürger, 1890) und *Lineopsella trilineata* (Schmarda, 1859) (kein getrennt liegender 'accessorischer Faserstrang' im Lateralnervenstrang vorhanden) dringen Fasern aus jenen Bereichen des Gehirns in die zentrale Fasermasse des Lateralnervenstrangs ein, die aus topographischen Gründen eindeutig dem sogenannten Dorsalganglion zuzurechnen sind (vgl. Senz 1996d, Stiasny-Wijnhoff 1936). 2) Stiasny-Wijnhoff (1936) weist darauf hin, daß bei den Pelagica (Hoplonemertini) häufig der Fall auftritt, daß Fasern des 'Dorsalganglions' im Gehirn derart verlaufen, daß sie in den Lateralnervenstrang vordringen, in diesem selbst aber nicht mehr von jenen unterschieden werden können, die aus dem Ventralganglion kommen. 3) Bei *Hubrechtella dubia* Bergendal, 1902, *H. queenslandica* Gibson, 1979, *H. globocystica* Senz, 1993, *Cerebratulus darvelli* Gibson, 1990, und *C. marginatus* Renier, 1804 besitzt der Lateralnervenstrang Fasern von Riesennervenzellen, deren Zellkörper im Bereich der sogenannten Dorsalganglien liegen, bzw. in der Dorsalkommissur (Bürger 1890, Gibson 1979, 1990, Hylbom 1957, Senz 1993b). 4) Bei Arten mit gering kompartimentierten Lateralteilen des Gehirns tritt eine massive Beteili-

gung jener Teile des Gehirns am Faserstrang des Lateralnervenstranges auf, die aus topographischen Gründen dem Dorsalganglion sensu DV-Theorie zugerechnet werden müssen (pers. Beob. z.B. an *Oxypolella histriana*). 5) *Protopelagonemertes hubrechti* (BRINKMANN, 1917) gehört zu jenen Arten mit einem accessorischen Lateralnervenstrang. BRINKMANN (1917) konnte aber zeigen, daß auch der Zentralstrang dieser Art Nervenfasern umfaßt die aus dem sogenannten Dorsalganglion stammen, also nicht exklusiv mit dem Ventralganglion in Verbindung steht.

Aufgrund dieser Angaben wird evident, daß angesichts der weiten Verbreitung der Beteiligung des sogenannten Dorsalganglions an der Fasermasse des Lateralnervenstranges keinesfalls notwendig von einer *accessorischen* Beteiligung gesprochen werden muß. Dies genügt es zunächst festzuhalten. Nicht also soll bereits beurteilt werden, ob die Beteiligung des Dorsalganglions am Lateralnervenstrang innerhalb der Nemertinen als plesiomorphes Merkmal zu werten ist.

Der gleiche Schluß kann bezüglich der Verbindung der Ganglien mit den Kommissuren des Gehirns gezogen werden: Soweit bekannt, beteiligen sich zumindest bei einer Reihe von Arten die Dorsalganglien sensu DV-Theorie an der Ventralkommissur (z.B. bei *Drepanophorina savuensis* STIASNY-WIJNHOFF, 1936; *Hubrechtella dubia*; *Punnettia timorensis* STIASNY-WIJNHOFF, 1936; *Zygonemertes luederitzi* STIASNY-WIJNHOFF, 1916; vgl. HYLBOM 1957, STIASNY-WIJNHOFF 1916, 1936). Umgekehrt beteiligen sich zumindest bei einigen Arten die sogenannten Ventralganglien an der Dorsalkommissur (z.B. *Baseodiscus delineatus* (DELLE CHIAJE, 1825); *Nectonemertes primitiva* BRINKMANN, 1917; *Valencinura bahusiensis* BERGENDAL, 1902; *Zygeupolia rubens* (COE, 1895); vgl. BERGENDAL 1902b, BRINKMANN 1917, THOMPSON 1901).

Faßt man diese Angaben zusammen, so wird eine Plastizität evident, die keineswegs davon sprechen läßt, daß anhand der Struktur der Verbindungen der Lateralteile des Gehirns mit den Kommissuren und Lateralnervensträngen begründet auf die Existenz der, von der DV-Theorie postulierten Ganglien geschlossen werden kann. Die Plastizität spiegelt vielmehr wider, was bereits a.a.O. bezüglich *Notospermus geniculatus* festgehalten werden konnte (vgl. SENZ 1994), daß nämlich das Gehirn der Nemertinen allgemein eine entlang der Längsachse variierende Kompartimentierung aufweist, die keineswegs als Verschmelzung von Dorsal- und Ventralganglien verstanden werden braucht. Die Kompartimentierung könnte lediglich um den Preis der Willkürlichkeit in das Korsett 'DV-Theorie' gezwungen werden. Waren es im Falle der tubulaniden Nemertinen bestimmte Radiärfasern, die *ad hoc* zu Indikatoren von Gangliengrenzen erklärt werden müßten, so sind es nun also Kompartimentgrenzen. Verzichtet man auf das Korsett 'DV-Theorie', so läßt sich die soeben adressierte Plastizität zwanglos dahingehend interpretieren, daß

unterschiedliche Areale (Kompartimente) des Nemertinengehirns an den Kommissuren und der Verbindung mit dem Lateralnervenstrang beteiligt sind.

Für sich genommen widersprechen diese Ergebnisse also *nicht* der DV-Theorie. Dies deshalb, da im Zuge der Verschmelzung der Ganglien deren Grenzen derart weitgehend aufgelöst sein könnten, daß sie nicht mehr erkannt werden können. Auch wenn die obigen Angaben dies nicht ausschließen lassen, so bleibt, daß *kein* Argument dafür angeführt werden kann, *daß* bei den Nemertinen *zwei* Paar verschmolzene Cerebralganglien vorliegen. Diese Annahme basiert somit notwendig auf einer nicht rechtfertigbaren Zusatzannahme, eben jener der Verschmelzung, unabhängig davon, ob man von Ganglien spricht, oder von Lappen (bzw. 'lobes'), wenn hiermit die gleichen Strukturen wie mit dem Terminus 'Ganglion' angesprochen werden. Mit der Verwendung einer nicht gerechtfertigten Zusatzannahme *verläßt* man aber den Boden der Wissenschaft (vgl. Senz 1997b). Die DV-Theorie kann also nicht durch Gegenargumente widerlegt werden, wohl aber muß sie als gegenstandslos zurückgewiesen werden.

## 3. Eine alternative Theorie der Anatomie des Nemertinen-Gehirns

Keiner unbegründeten Zusatzannahme bedarf man, wenn der für die tubulaniden Nemertinen beschriebene und für die übrigen Nemertinen ebenfalls festgehaltene Bau des Gehirns dahingehend verstanden wird, daß lediglich *ein* Paar, mehr oder minder stark kompartimentierter Cerebralganglien vorliegt. Spezifiziert man diese Aussage, so kann davon gesprochen werden, daß ein jedes Ganglion(= Lateralteil des Gehirns) aus einem Hauptteil besteht, der über anteriore und posteriore Nerven(strang)wurzel-Regionen (= Wurzelregion) mit dem übrigen Nervensystem in Verbindung steht. Im Bereich des Hauptteils befinden sich zudem die Verbindungsstellen mit den Kommissuren (Fig. 2).

Die anteriore Wurzelregion umfaßt die Kopfnerven- und Rüsselnerven-Wurzeln. Am Hinterende des Hauptteils können zwei Wurzelregionen (= bipolares Hinterende) unterschieden werden, die dorsale und ventrale Wurzelregion. Diese entsprechen anatomisch den sogenannten freien Hinterenden der Dorsal- und Ventralganglien sensu DV-Theorie. Lediglich bei einigen Nemertinen liegt nur eine posteriore Wurzelregion vor, ist also das Hinterende unipolar (vgl. Fig. 3 für *Malacobdella grossa* (MÜLLER, 1776); unter Umständen steht dies in Zusammenhang mit den, auf die kommensale Lebensweise rückzuführenden Eigentümlichkeiten dieser Tiere; vgl. RIEPEN 1933, SENZ 1997c). Die ventrale posteriore

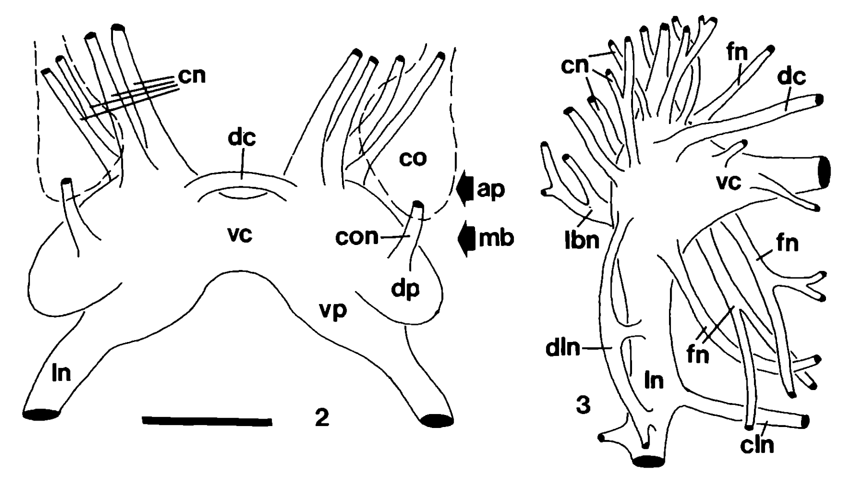



Fig. 2–3. **2** *Tetrastemma vermiculus* (QUATREFAGES, 1846): schematische Darstellung zur Demonstration der im Text neu eingeführten Termini (Abbildung nach BÜRGER, 1890, modifiziert; Maßstab: 0.2 mm). **3** *Malacobdella grossa* (MÜLLER, 1776): linke Hälfte des Gehirns (nach RIEPEN, 1993, modifiziert; keine Maßstabangabe); Darstellung der unipolaren posterioren Wurzelregion. *ap* anteriore Wurzelregion, *cg* Cerebralganglion, *cln* Kommissur des Lateralnervenstranges, *cn* Kopfnerv, *co* Cerebralorgan (Strichlinie symbolisiert Lage), *con* Cerebralorgannerv, *dc* Dorsalkommissur, *dln* Dorsolateralnerv, *dp* dorsale posteriore Wurzelregion, *fn* Vorderdarmnerv, *lbn* Lateralnerv des Gehirns, *ln* Lateralnervenstrang, *mb* Hauptteil des Gehirns, *vc* Ventralkommissur, *vp* ventrale posteriore Wurzelregion

Wuzelregion ist klar definierbar anhand der Wurzel des Lateralnervenstranges und des Vorderdarmnerven. Die dorsale posteriore Wurzelregion bereitet hingegen Probleme. Bei einigen Nemertinen (z.B. Vertretern der Cephalothricidae; vgl. WIJNHOFF 1910) dürfte sie keine Verbindung zu anderen Organen besitzen, sodaß ihre Existenz eigentümlich anmuten muß. Bei den meisten Nemertinen liegt zwar die Wurzel des Cerebralorgan-Nerven in der dorsalen posterioren Wurzelregion, doch ist keineswegs notwendig davon auszugehen, daß das Cerebralorgan bei der Stammart der Nemertinen vorhanden gewesen ist (vgl. STIASNY-WIJNHOFF 1936). Es ist daher von Interesse, daß BERGENDAL (1902b) bei *Valencinura bahusiensis* BERGENDAL, 1902 nachweisen konnte, daß diese Wurzelregion fließend in die Nervenschicht der Körperwand übergeht, also nicht blind endet (abgesehen vom Cerebralorgan-Nerv). Gleiches konnte von den Autoren bei *Tubulanus annulatus*, *T. norvegicus* und *T. theeli* gefunden werden (pers. Beob.). Gegenwärtig ist nicht abzusehen, wie weit dies innerhalb

der Nemertinen verbreitet ist. Trotzdem zeichnet sich hier eine *Möglichkeit* ab, die Bedeutung dieser Wurzelregion verstehen zu lernen. Ergänzend sei angemerkt, daß während der frühen embryologischen Entwicklung bei *Tetrastemma vermiculus* (QUATREFAGES, 1846) (Hoplonemertini) der Bereich der dorsalen Wurzelregion mit einem dorsolateralen Lateralnervenstrang verbunden ist (LEBEDINSKY 1897), eine Struktur die sonst von keiner Nemertine bekannt ist. FRIEDRICH (1979) sieht hierin einen *möglichen* Hinweis dafür, daß die Nemertinen von Tieren mit amphineurem Nervensystem abstammen, das vielleicht auch noch bei der Stammart des Phylums vorgelegen ist. Ließe sich dies anhand weiterer Argumente untermauern, so könnte die dorsale posteriore Wurzelregion mit der amphineuren Organisation in Zusammenhang gebracht werden.

Die hier vorgeschlagene Theorie zur Anatomie des Gehirns der Nemertinen erzwingt gegenüber der Sichtweise sensu DV-Theorie Änderungen, da nicht länger von den, von der DV-Theorie postulierten Dorsal- und Ventralganglien ausgegangen werden kann. Die Einteilung in Dorsal- und Ventralganglion scheint auch dann nicht sinnvoll, wenn sie explizit im Sinn einer Arbeitshypothese verstanden wird. Dies deshalb, da sie den Blick auf die Anatomie des Gehirns in einer Weise kanalisiert, die eine ganzheitliche Interpretation verhindert. Gerade angesichts komplexer kompartimentierter Gehirne (vgl. z.B. die entsprechenden Abbildungen in STIASNY-WIJNHOFF 1936, 1942, sowie SENZ, 1994, für *Notospermus geniculatus*) wird evident, daß diese ganzheitliche Sichtweise unumgänglich notwendig ist, um die auftretenden Bauprinzipien verstehen lernen zu können.

Angesichts des gegenwärtigen Wissensstandes ist eine durchgreifende Revision aus Sicht der Autoren nicht möglich. Unumgängliche Voraussetzung hierfür wäre ein breit angelegter Vergleich, basierend auf detaillierten Vorstellungen zur Stammesgeschichte der Nemertinen. Nur vor diesem Hintergrund ließen sich die durchaus unterschiedlichen Kompartimentierungsmuster der Gehirne der Nemertinen sinnvoll interpretieren. Natürlich benötigen die geforderten 'Vorstellungen zur Stammesgeschichte der Nemertinen' ihrerseits Analysen der einzelnen Teile des Nemertinenbauplans, unter anderem des Gehirns. Sogesehen stellt vorliegender Aufsatz, bzw. die darin vertretene Unterscheidung des Hauptteils und der Wurzelregionen des Nemertinengehirns, einen Schritt in dem somit angesprochenen Prozeß gegenseitiger Erhellung dar (um Mißverständnisse zu vermeiden: entsprechend den Ausführungen in SENZ, 1997a, wird hier *nicht* auf HENNIGS, 1966, 'method of reciprocal illumination' verwiesen; siehe hierzu auch BOCKS, 1981, Kritik an HENNIGS Methode).

## 4. Anmerkungen zum Orthogon der Nemertinen

In vorliegendem Abschnitt soll das Orthogon der Nemertinen mit Blick auf die von SENZ (1997a) vertretene Turbellariomorpha-Theorie diskutiert werden.

Bei einigen Acoela und Turbellaria ist ein Preorthogon ausgebildet, da die Längselemente des Nervensystems über ein Nervennetz miteinander verbunden sind, anstatt über Kommissuren (BULLOCK & HORRIDGE 1965, MINICHEV & PUGOVKIN 1979). Die Nemertinen besitzen hingegen gut entwickelte Kommissuren, also ein Orthogon (BULLOCK & HORRIDGE 1965, NAWITZKY 1931). Bezüglich dieses Unterschiedes ist zu beachten, daß ein turbellariomorph organisierter Bauplan einfach oder komplex gestaltet sein kann (vgl. z.B. SENZ 1997a), wobei eine einfache Organisation als funktionell koreliiert mit einem Preorthogon betrachtet werden kann (vgl. BULLOCK & HORRIDGE 1965). Die Nemertinen stammen von Tieren mit turbellariomorpher Organisation ab (vgl. SENZ 1997a), bzw. ist die turbellariomorphe Organisation der Vorfahren der Nemertinen im Zuge der Etablierung des Zentralraums der Nemertinen in einer Weise verkompliziert worden, daß sie letztlich transzendiert worden ist. Die Differenz, wie sie sich aus dem Auftreten eines Preorthogons einer einfach gestalteten turbellariomorphen Organisation und des Orthogons auf Seiten der Nemertinen ergibt, diese Differenz also kann unter Hinweis auf die somit anzunehmende Verkomplizierung des Bauplans einer Erklärung zugeführt werden.

Längselemente treten übereinstimmend im Preorthogon und Orthogon auf (vgl. BULLOCK & HORRIDGE 1965). Ihre Ausbildung kann mit der anteroposterioren Achse der turbellariomorphen Organisation und der unidirektionalen Lokomotion der diese Organisation aufweisenden Tiere in Verbindung gebracht werden (BULLOCK & HORRIDGE 1965). Die Anwesenheit der Längselemente in der Nemertinen-Organisation muß somit nicht erklärt werden, wohl aber die Anzahl der Längselemente. Das Preorthogon der turbellariomorphen Organisation umfaßt aufgrund der zylindrischen Körperform (= geringe Dorsoventral-Differenzierung) und der damit assoziierten homonomen Ausbildung des Körperwand-Nervennetzes *mehrere*, circulär angeordnete Paar Längselemente (MINICHEV & PUGOVKIN 1979). Trotzdem kann bei einer Reihe von Turbellarien eines der Längselement-Paare als 'Haupt-Paar' angesprochen werden (JOFFE & REUTER 1993). Zudem dürfte innerhalb der Spiralia die Ausbildung von Längselementen epigenetisch nicht stark bebürdet sein, sodaß funktionellen Erfordernissen relativ leicht durch die Bildung accessorischer Längselemente begegnet werden kann (vgl. JOFFE & REUTER 1993).

Innerhalb der Nemertinen kann lediglich *ein* Längselement-Paar, die Lateralnervenstränge, auf das Preorthogon der turbellariomorphen Organisation bezogen werden. Für diese kann nämlich kein Grund dafür angeführt werden, demzufolge ihre Anwesenheit in ursächlichem Zusammenhang mit der Etablierung eines autapomorphen Merkmals der Nemertinen steht. Dies ist aber der Fall in Zusammenhang mit den beiden übrigen Längselementen der primären Nemertinen-Organisation, also dem Ventral- und dem Dorsalnerv. Der Ventralnerv tritt lediglich bei Nemertinen auf, die über eine gut entwickelte innere Ringmuskelschicht der Körperwand verfügen (Coe 1904), eine Autapomorphie der Nemertinen (innerhalb des Phylums ist diese Muskelschicht zumeist modifiziert bzw. reduziert; vgl. Senz 1995b, 1997a). Gleiches ist für den Dorsalnerv anzunehmen, insofern als dieser mit der Rüsselscheide in Verbindung steht, einer weiteren Autapomorphie des Taxons Nemertini (vgl. Senz, 1995b, 1997a). Dies beachtend kann einerseits argumentiert werden, daß der Dorsal- und Ventralnerv im Zuge der Etablierung der Nemertinen-Organisation in Zusammenhang mit speziellen funktionellen Gegebenheiten neu ausgebildet worden sind (vgl. oben bezüglich der Ausbildungswahrscheinlichkeit accessorischer Längselemente), wobei gegenwärtig nicht entschieden werden kann, inwieweit hier Homoplasie eine Rolle spielt. Andererseits kann nicht ausgeschlossen werden, daß die in Diskussion befindlichen Nerven von dem Preorthogon der turbellariomorphen Organisation übernommen worden sind.

Unabhängig hiervon ist aber, verglichen mit dem Pre-/Orthogon der turbellariomorphen Organisation, eine Reduktion der Längselemente auf Seiten der Nemertinen festzuhalten. Diese spiegelt sich vor allem darin wider, daß bei den Nemertinen die circuläre Anordnung der Längselemente fehlt, entsprechend der etablierten Dorsoventral-Differenzierung. Innerhalb der Nemertinen sind unterschiedliche accessorische Längselemente zur Ausbildung gelangt (vgl. z.B. Senz, 1993d, für Hoplonemertinen), die aber im Rahmen vorliegender Arbeit weiters nicht beachtet werden müssen. Für eine vernünftige Diskussion des oben in Zusammenhang mit der posterioren dorsalen Wurzelregion des Gehirns angesprochenen dorsolateralen Lateralnervenstranges reichen hingegen die vorliegenden Befunde nicht aus.

Zusammenfassend kann daher festgehalten werden, daß die Unterschiede zwischen dem Preorthogon der turbellariomorphen Organisation und dem Orthogon der Nemertinen-Organisation sensu Turbellariomorpha-Theorie (sensu Senz 1997a) zwanglos auf die Komplikation der Organisationsverhältnisse, basierend auf der Etablierung des Zentralraumes, rückgeführt werden können.

## Danksagung

Unser Dank gilt Herrn Prof. Dr. Mag. Luitfried v. Salvini-Plawen (Universität Wien) für die kritische Durchsicht des Manuskripts und wertvolle Anregungen.

## Literatur

AX P.: Das System der Metazoa I. – (1995) Stuttgart & New York (Fischer).

BERGENDAL D.: Zur Kenntnis der nordischen Nemertinen. – Berg. Mus. Arb. 4, (1902a) 3–22.

BERGENDAL D.: Studien über Nemertinen. II. *Valencinura bahusiensis* BGDL., ein Beitrag zur Anatomie und Systematik der Heteronemertinen. – Lunds Univ. Ars-Skri. 38/3, (1902b) 1–104.

BERGENDAL D.: Studien über Nemertinen. III. Beobachtungen über den Bau von *Carinoma* Oudemans nebst Beiträgen zur Systematik der Nemertinen. – Lunds Univ. Ars-Skri. 39/2, (1903) 1–86.

BOCK W. J.: Functional-Adaptive Analysis in evolutionary Classification. – Amer. Zool. 21, (1981) 5–20.

BRINKMANN A.: Die pelagischen Nemertinen. – Berg. Mus. Skri. 3, (1917) 1–194.

BULLOCK T. H. and HORRIDGE G. A.: Structure and function in the nervous system of invertebrates. – (1965) San Francisco & London (Freeman & Co).

BÜRGER O.: Anatomie und Histologie der Nemertinen, nebst Beiträgen zur Systematik. – Z. wiss. Zool. 50, (1890) 1–277.

COE W. R.: Nemerteans of the Pacific coast of North America. – Harriman Alaska Ser. 11/2, (1904) 1–220.

FRIEDRICH H.: Nemertini. – (1979) Stuttgart & New York (Fischer).

GIBSON R.: Nemerteans of the Great Barrier Reef. 1. Anopla Palaeonemertea. – Zool. J. Linn. Soc. 65, (1979) 305–337.

GIBSON R.: The macrobenthic nemertean fauna of the Albany region, Western Australia. – In: F. E. Wells, D. I. Walker, H. Kirkman & R. Lethbridge (eds.): Proc. Third Int. Mar. Biol. Workshop: The marine Flora and Fauna of Albany, Western Australia, Perth (Western Australia Museum) 1, (1990) 89–194.

HENNIG W.: Phylogenetic systematics. – (1966) Urbana (Univ. Press. Illinois).

HUBRECHT A. A. W.: Zur Anatomie und Physiologie des Nervensystems der Nemertinen. – Verh. Koninkl. Akad. Amsterdam 20, (1880) 1–47.

HYLBOM R.: Studies on Palaeonemerteans of the Gullmar Fjord area (West coast of Sweden). – Ark. Zool. (Stockholm) 10, (1957) 539–582.

IWATA F.: On the hoplonemertean *Sagaminemertes nagaiensis* (IWATA, 1957), with consideration of its systematics. – Hydrobiologia 156, (1988) 115–124.

JOFFE B. I. and REUTER M.: The nervous system of *Bothriomolus balticus* (Proseriata) – a contribution to the knowledge of the orthogon in the Plathelminthes. – Zoomorphology 113, (1993) 113–127.

LEBEDINSKY J.: Zur Entwicklungsgeschichte der Nemertinen. – Biol. Cbl. 17, (1897) 113–124.

MINICHEV Y. S. and PUGOVKIN A. P.: Nervous system of the polyclad Flatworm *Notoplana atomata* (O.F. MÜLLER). – Cah. biol. mar. 20, (1979) 181–188.

MOORE J. and GIBSON R.: A new genus of freshwater hoplonemerteans from New Zealand. – Zool. J. Linn. Soc. 52, (1973) 141–157.

NAWITZKY W.: *Procarinina remanei*. Eine neue Paleonemertine der Kieler Förde. – Zool. Jb. Anat. Ontog. 54, (1931) 159–234.

RIEPEN O.: Anatomie und Histologie von *Malacobdella grossa* (Müll.). – Z. wiss. Zool. 143, (1933) 323–496.

SENZ W.: *Atrionemertes greenlandica* gen. et spec. nov. (Nemertini: Hoplonemertini). – Zool. Anz. 231, (1993a) 99–110.

SENZ W.: Nemertinen europäischer Küstenbereiche (Nebst ergänzenden Angaben zur Anatomie von *Apatronemertes albimaculosa* WILFERT & GIBSON, 1974). – Ann. Naturhist. Mus. Wien 94/95B, (1993b) 47–145.

SENZ W.: New nemerteans from Scilly Islands (Great Britain). – Ann. Naturhist. Mus. Wien 94/95B, (1993c) 147–167.

SENZ W.: Gibson's approach to hoplonemertean (Nemertini) phylogeny: an alternative. – Z. Jb. Syst. Ökol. Geogr. 120, (1993d) 309–320.

SENZ W.: *Cerebratulus knerii* (DIESING, 1850) a junior synonym of *Notospermus geniculatus* (DELLE CHIAJE, 1828) (Nemertini: Heteronemertini), and an additional note on the anatomy of its brain. – Zool. Anz. 233, (1994) 241–245.

SENZ W.: *Lineus rovinjensis* nom. nov. (olim *Lineus arenicolus* SENZ, 1993) (Nemertinea: Heteronemertinea) and *Tetrastemma kirsteueri* nom nov. (olim *Tetrastemma cruciatus* SENZ, 1993 (Nemertinea: Hoplonemertinea). – Ann. Naturhist. Mus. Wien 97B, (1995a) 55–56.

SENZ W.: The 'Zentralraum': An essential character of the nemertean organisation. – Zool. Anz. 234, (1995b) 76–85.

SENZ W.: Eine Untersuchung der Probleme der Heteronemertinen-Systematik, dargestellt anhand von *Lineus bergendali* sp. n., eine neue Heteronemertine (Nemertini: Anopla) aus dem Golf von Triest. – Senckenberg. biol. (1996a) 197–208.

SENZ W.: On the genus *Minutanemertes* SENZ, 1993 (Nemertea: Hoplonemertea). – Ann. Naturhist. Mus. Wien 98B, (1996b) 45–55.

SENZ W.: Über die Gattung *Valencinura* BERGENDAL, 1902 (Heteronemertini; Nemertini)- nebst Überlegungen zur Bedeutung der phylogenetischen Systematik für die gegenwärtige Klassifikation der Nemertinen. – Sitz.-ber. Akad Wien. naturwiss.-math. Kl. 203, (1996c) 29–49.

SENZ W.: Wiederbeschreibung und taxonomische Diskussion von *Borlasia trilineata* SCHMARDA, 1859 (Heteronemertini – Nemertini). – Ann. Naturhist. Mus. Wien 98B, (1996d) 31–43.

SENZ W.: Über die Organisation und Stammesgeschichte der Nemertinen – nebst theoretischen Anmerkungen zur Stammesgeschichtsforschung. – Sitz.-ber. Akad Wien. naturwiss.-math. Kl. 204, (1997a) 3–38.

SENZ W.: Privatheit des Ich – Entwurf einer transformiert naturalistischen Erkenntnistheorie. – (1997b) Frankfurt a.M. (Lang).

SENZ W.: Über die phylogenetische Herkunft und systematische Stellung der Gattung *Malacobdella* BLAINVILLE, 1827 (Nemertini, Bdellonemertini). – Sitz.-ber. Akad Wien. naturwiss.-math. Kl. 204, (1997c) 39–62.

SENZ W. (im Druck): Redescription and systematic discussion of *Amphiporus heterophthalmus* (SCHMARDA, 1859) (Nemertini: Hoplonemertini: Monostilifera). – Spixiana.

STIASNY-WIJNHOFF G.: Die Gattung *Zygonemertes*. – Zool. Anz. 47, (1916) 14–18.

STIASNY-WIJNHOFF G.: Die Gattung *Oerstedia*. – Zool. meded. Mus. Leiden 13, (1930) 226–240.

STIASNY-WIJNHOFF G.: Die Polystilifera der Siboga-Expedition. – Siboga-Exped. 22, (1936) 1–214.

STIASNY-WIJNHOFF G.: Nemertinen der westafrikanischen Küste. – Zool. Jb. Syst. Ökol. Geogr. 75, (1942) 121–194.

THOMPSON C. B.: *Zygeupolia littoralis*, a new heteronemertinean. – Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 53, (1901) 657–739.

TURBEVILLE J. Mc.: Nemertini. – In: W. Westheide & R. Rieger (Hrsg.): Spezielle Zoologie-Teil 1: Einzeller und Wirbellose Tiere; (1996) 265–275; Stuttgart, Jena & New York (Fischer).

WIJNHOFF G.: Die Gattung *Cephalothrix* und ihre Bedeutung für die Systematik der Nemertinen, A: anatomischer Teil. – Zool. Jb. Anat. Ontog. 30, (1910) 427–534.

**Anschrift der Verfasser**: Zoologisches Institut, Universität Wien, Althanstraße 14, A-1090 Wien, Österreich.